

МИКРОБИОЛОГИЯ

А. А. ИМШЕНЕЦКИЙ

О СТОЙКИХ И НЕСТОЙКИХ R-ФОРМАХ У САРЦИН

(Представлено академиком А. А. Рихтером 21 IV 1940)

Ряд теоретических предпосылок, из которых исходит учение о диссоциации бактерий, не совместимы с основными положениями современной биологии. В частности, образование R (rough) и S (smooth) форм не рассматривается сторонниками учения Гедли как один из частных случаев изменчивости бактерий. Изменение формы колоний связывается с переходом бактерий в одну из фаз онтогенетического развития, которая способна в той или иной мере стабилизироваться. Такое закрепление циклостадий противопоставляется изменчивости микробов, вызванной, например, экспериментально внешними факторами, и сводит последнюю к замкнутым и однообразным схемам развития.

В микробиологической литературе имеются многочисленные сообщения о возникновении R- и S-вариантов у бактерий. В этих исследованиях детально описываются морфологические, физиологические, серологические и другие особенности полученных рас и изучается возможность реверсии S-форм в R-форму и обратно. Однако вопрос об отношениях, существующих между средой и микроорганизмами, обычно при этом не затрагивается. Изменчивость, в частности, переходной расы бактерий в другую, рассматривается вне связи с селекционирующей ролью среды и изучением процесса отбора. Между тем, известно, например, что в одних почвах встречаются исключительно R-формы определенного систематического вида бактерий, тогда как из других почв могут быть выделены только S-формы этого же вида. Не менее интересны случаи, когда из организма больного человека в известные периоды заболевания выделяются различные (S или R) варианты патогенных бактерий. Объяснить переход одной формы в другую в этих случаях возможно только тем, что данная раса является более приспособленной к определенным, строго конкретным, условиям существования. В противном случае она не вытеснила бы расу этого же вида, существовавшую ранее, даже если бы она неоднократно возникала. Эта сторона вопроса, т. е. роль среды в отборе возникающих у бактерий вариантов, обычно не освещается в работах по диссоциации бактерий.

Ниже приведены некоторые данные по экспериментальной изменчивости сарцин, которые имеют отношение к затронутому вопросу.

Культура *Sarcina flava* (De Bary), выделенная из одной клетки, была посеяна одновременно на картофельный и мясопептонный агар, скошенный в пробирках. На этих средах сарцина дала резко отличающийся по своему характеру рост. На картофельном агаре появился крупно складчатый, в виде брызжейки налет, бледножелтого цвета, т. е. рост, типич-

ный для R-форм. На мясопептонном агаре рост был обычный для S-формы гладкий, блестящий. Микроскопически эти две культуры также отличались. В складчатом налете на картофельном агаре обнаруживались очень большие пакеты и агломераты, состоящие из крупных клеток сарцины. Культура, развивающаяся на мясопептонном агаре, имела характерную для сарцины микроскопическую картину—небольшие пакеты и парно расположенные клетки обычных размеров. Повидимому, внешний вид морщинистой культуры обуславливался своеобразной морфологией пакетов сарцины.

Таким образом, складчатый характер роста, которому придается большое значение в работах по изменчивости бактерий, был вызван изменением состава питательной среды. Вполне вероятно, что возникающие на картофельном агаре складчатые формы оказываются более приспособленными к данной среде и вытесняют исходную гладкую расу. В правильности такого предположения убеждает нас следующий опыт. Если мы произведем рассев культуры, выросшей в пробирке с картофельным агаром, на чашку с этой же средой, то на ней вырастут не только складчатые, но и гладкие формы. Следовательно, популяция сарцины не однородна, но при культивировании в пробирке гладкая раса сарцины вытесняется складчатой. Эти изменения культуральных особенностей сарцины не являются стойкими. При пересеве культуры на мясопептонный агар мы получаем гладкий рост, т. е. быструю реверсию к исходной форме. Иной состав среды приводит к быстрому вытеснению складчатого варианта.

Появление складчатого роста у бактерий на средах определенного состава нельзя объяснить только селекционирующей ролью среды—культура бактерий, выделенная из одной клетки, не содержит варианты в готовом виде. Гетерозиготность исходного материала и возникновение новых форм путем гибридизации следует исключить, так как существование полового процесса у бактерий никем не доказано. Таким образом, необходимо признать образование новой формы и элиминацию исходной, менее приспособленной расы.

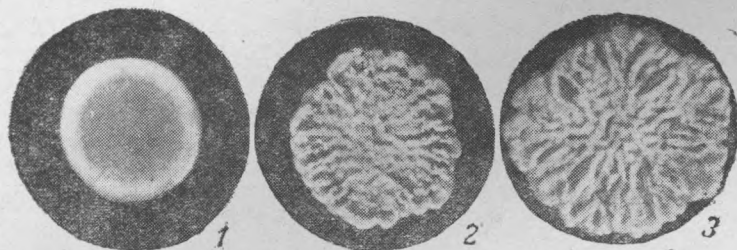
В данном сообщении я не затрагиваю вопроса о механизме приспособленной реакции у таких адаптивных модификаций. Отмечу только, что такие изменения роста могут быть весьма специфичными и наблюдаются только у определенных микроорганизмов. Многие неспорозисные бактерии не дали в моих опытах складчатого роста в тех условиях, в которых сарцина постоянно давала складчатые формы.

В дальнейшем *Sarcina flava* выращивалась на картофельном агаре в течение 15 месяцев. Параллельно культура пересевалась на мясопептонном агаре. За этот период было сделано 36 пассажей на этих средах, и всякий раз при посевах на картофельном агаре появлялся складчатый, а на мясопептонной среде—гладкий рост. Таким образом, при определенных условиях складчатый характер роста может быть сохранен в многочисленных генерациях.

Продолжая свои исследования и производя рассевы исходной гладкой расы сарцины на чашках с мясопептонным агаром, я обнаружил образование единичных складчатых колоний. Отсев из одной такой колонии дал стойкую R-форму сарцины, которая сохраняла свой складчатый рост на различных средах. Таким образом, мною была получена нестойкая R-форма, дающая складчатый рост только на определенной среде, и стабилизированная R-форма, культуральные признаки которой не изменялись в зависимости от субстрата.

Обратимся к фиг. 1, на которой изображена гладкая колония исходной расы *Sarcina flava* на мясопептонном агаре. Фиг. 2 дает представление

о внешнем виде нестойкой складчатой колонии на картофельном агаре, а фиг. 3—о характере колонии стойкой R-формы на той же среде. Мы видим, что сходство двух последних форм весьма велико, и оно касается не только формы колоний. При микроскопии как в том, так и в другом случае мы обнаруживаем крупные пакеты клеток, образующие скопления, морфология которых настолько характерна, что на основании только одной микроскопической картины обе эти расы можно отличить от гладкой формы.



По аналогии с изменчивостью высших организмов мы могли бы говорить о параллелизме модификационной и мутационной изменчивости у бактерий. Из области экспериментальной и наблюдающейся в природе изменчивости бактерий можно привести ряд примеров, когда потеря или приобретение нового признака в одних случаях носит временный, в других—стойкий характер (осмофилия, патогенность, ферментация углеводов и др.). Приведенные выше данные об изменчивости сарцин позволяют распространить это положение и на изменение структурных особенностей колонии бактерий, которое легло в основу учения о диссоциации. Однако, при изучении изменчивости бактерий необходимо считаться с некоторыми специфическими особенностями их биологии. Исключительно быстрое размножение клеток создает несомненно благоприятные условия для «реализации» адаптивной реакции микроорганизмов. Появление более приспособленных к данным условиям среды вариаций приводит к почти внезапной элиминации исходной формы. Между модификациями и стойкими расами, возникающими в этих условиях, довольно трудно провести резкую грань, так как ряд методов исследования (цитогенетический анализ, скрещивание и др.) не могут быть применены в микробиологии. Устойчивость возникшей новой формы, ее способность сохранять свои признаки в многочисленных генерациях и при различных условиях существования культуры в данном случае остается почти единственным критерием. Именно поэтому такое большое значение придается сторонниками учения о диссоциации бактерий процессу стабилизации R- и S-форм. Однако изучение степени устойчивости новых рас, т. е. возможность реверсии и перехода одной формы в другую, обычно производится абстрактно, без учета условий внешней среды и физиологических особенностей вариантов, поэтому вопрос об адаптивном характере возникающих форм остается открытым. Нужно думать, что экспериментальные исследования по механизму отбора, внутривидовой и межвидовой борьбе у бактерий приблизят нас к разрешению некоторых спорных вопросов изменчивости бактерий.

Институт микробиологии
Академии Наук СССР

Поступило
23 IV 1940